

0-794988

На правах рукописи

УДК 639.371.1



**Манухов
Алексей Игоревич**

**ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО НЕРКИ
ONCORHYNCHUS NERKA WALB. НА КАМЧАТСКИХ РЫБОВОДНЫХ
ЗАВОДАХ С РАЗНЫМ ТЕМПЕРАТУРНЫМ РЕЖИМОМ**

Специальность 03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва - 2012

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО») в лаборатории воспроизводства лососевых рыб

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Леман Всеволод Николаевич
(ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Москва)

Официальные
оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Козлов Владимир Иванович
(ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского», Москва)

кандидат биологических наук
Тарасюк Елена Васильевна
(ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Москва)

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева», Москва

Защита состоится « 18 » мая 2012 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО») по адресу: 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17.
Факс 8-499-264-91-76, электронный адрес sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

Автореферат разослан « 18 » апреля 2012 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



М. А. Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Основные признаки смолтификации, такие как её сезонная динамика, зависимость от размера тела, фотопериода и температуры воды, морфофизиологические изменения и так называемое окно смолтификации, достаточно хорошо изучены (Hoar, 1976, 1988; Folmar, Dickhoff, 1980; Хованский, 1994; Jobling, 1998; Варнавский, 2005 и др.). Известно, что в разных популяциях одного и того же вида тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) с длительным пресноводным периодом жизни (нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha*, кижуч *O. kisutch*, сима *O. masou*) смолтификация происходит при различных размерно-возрастных показателях. Так, в разных популяциях нерки пороговый размер смолта у одной и той же возрастной группы, например, у двухлеток, может существенно различаться: 73–101 мм (Henderson, Cass, 1991), 69–95 мм (Heifetz et al., 1989), 63–109 мм (Foerster, 1954) и т.д., что обусловлено межпопуляционными отличиями биологии нерки, определяемыми местными условиями в речных бассейнах (Koenings et al., 1993). Размер тела у смолтов нерки – важный популяционный параметр, который следует учитывать при разработке биотехники разведения этого вида и адаптации основных биотехнических приёмов, отработанных на одних популяциях, применительно к другим, ещё не изученным.

Управление смолтификацией тихоокеанских лососей является актуальной проблемой при их разведении на лососевых рыбоводных заводах (ЛРЗ). Известна связь между размером тела смолта нерки, его выживаемостью и величиной возврата (Крогиус, 1961; Wedemeyer et al., 1981; Канидьев, 1982; Хованский, 2004). Условия подращивания существенно отражаются на физиологической подготовленности молоди к жизни в морской воде (Варнавский, Варнавская, 1984; Хованский, 1994). Температура – один из главных факторов, влияющих на ускорение процессов смолтификации (Hoar, 1988; Варнавский, 1990; Jobling, 1998). Сокращение сроков инкубации и подращивания молоди позволяет получить полноценных смолтов лососевых с длительным пресноводным периодом за один рыбоводный сезон (Donaldson, 1978; Попова, Толстяк, 1986; Кляшторин и др., 1990), подрастить до крупного размера, в т. ч. крупнее природных смолтов (Brett et al., 1969; Варнавский, Варнавская, 1984; Басов, 1986), и обеспечить их выпуск в сроки, оптимальные по гидрологическим и трофическим условиям (Леман, Чебанова, 2002).

Целью работы является повышение эффективности искусственного воспроизводства нерки на камчатских ЛРЗ путём контроля смолтификации заводской молоди.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) определить морфофизиологические и биохимические показатели молоди нерки и ее производителей на камчатских рыбоводных заводах;
- 2) оценить влияние условий разведения на процесс смолтификации в условиях рыбоводных заводов разного типа;

3) охарактеризовать по морфофизиологическим и биохимическим показателям степень смолтификации заводской молоди и определить долю полноценных смолтов перед выпуском;

4) дать сравнительную оценку эффективности камчатских ЛРЗ двух разных типов, выпускающих молодь нерки на стадии смолта и пестрятки.

Научная новизна. Впервые для дальневосточных ЛРЗ применен комплексный анализ физиологической полноценности заводских смолтов нерки с использованием различных показателей (морфологических, физиологических и биохимических). Выделены три группировки заводской молоди нерки, различающиеся по степени смолтификации: пестрятки, пресмолты и смолты, соотношение между которыми перед выпуском существенно зависит от температуры в период подращивания молоди. Установлено, что от доли полноценных смолтов перед выпуском зависит величина врата заводских производителей.

Практическое значение. Данные о пороговом размере смолта, выращиваемого на камчатских рыбободных заводах, используются для оптимизации биотехники искусственного воспроизводства нерки. Рекомендована комплексная оценка степени смолтификации заводской молоди нерки перед выпуском.

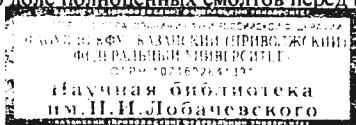
Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Международной научной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб» (Санкт-Петербург, 2010 г.), VIII Международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных (Светлогорск, 2010 г.), V съезде Гидроэкологического общества Украины на тему «Актуальные гидроэкологические проблемы континентальных и морских экосистем» (Житомир, 2010 г.) и II научно-практической конференции молодых ученых «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса» (Москва, 2011 г.). Диссертация апробирована на заседании объединенного коллоквиума отдела лососевых рыб, воспроизводства и культивирования гидробионтов и других отделов ФГУП «ВНИРО» от 13 декабря 2011 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 5 работ, одна из них - в журнале, рекомендуемом ВАК.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Заводская молодь нерки перед выпуском с камчатских ЛРЗ состоит из трех группировок (пестрятка, пресмолт, смолт), достоверно различающихся по комплексу морфологических, физиологических и биохимических характеристик.

2. Степень смолтификации заводской молоди следует оценивать с помощью разных методик, взаимно дополняющих друг друга. Ни одна из них в отдельности не дает однозначного результата о доле полноценных смолтов перед выпуском в реки.



3. Доля полноценных смолтов нерки на камчатских ЛРЗ возрастает с увеличением температуры воды в период подращивания.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 3 глав, выводов, практических рекомендаций, приложений и списка литературы из 677 наименований, содержит 23 рисунка и 28 таблиц. Общий объём работы – 200 страниц.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному сотруднику лаборатории пресноводных биоресурсов КамчатНИРО М.А. Кудзиной, научному сотруднику кафедры биохимии биофака МГУ к.б.н. Е.В. Басевичу, заведующему лабораторией эндокринологии биофака кафедры физиологии человека и животных биофака МГУ д.б.н. А.Н. Смирнову и ведущему научному сотруднику этой лаборатории д.б.н. О.В. Смирновой за помощь в обработке материала, предоставление и освоение методик, а также работникам лососевых рыбоводных заводов – Малкинского (*далее – МЛРЗ*) и Озерки (*далее – ОЛРЗ*) и лично – директору МЛРЗ Л.В. Сахаровской и директору ОЛРЗ С.И. Сахаровскому за содействие в проведении экспериментов и предоставление информации о работе заводов, сотрудникам КамчатНИРО и на КНП Севострыбвода в пос. Октябрьский за помощь в сборе материала, а также своему научному руководителю В.Н. Леману и ведущему научному сотруднику лаборатории воспроизводства лососевых рыб Б.П. Смирнову за ценные рекомендации и замечания по тексту рукописи.

Глава 1. Искусственное воспроизводство нерки (литературный обзор)

В главе обсуждаются имеющиеся в литературе сведения об естественных и антропогенных факторах, влияющих на численность нерки. Дается мировая статистика лова и искусственного разведения этого вида. Описываются особенности рыбоводного процесса, влияние деятельности ЛРЗ на естественные популяции. Рассматриваются методики увеличения эффективности заводского разведения нерки. Приводится описание методик оценки вклада рыбоводных заводов в промысел лососей. Описываются критерии качества заводской молоди, в том числе по степени ее смолтификации, влияющие на её готовность к переходу в море. Показано, что на фоне относительно высоких и устойчивых уловов отдельные популяции нерки пребывают на низкой численности. Разные страны эту проблему решают по-разному, один из подходов – искусственное разведение.

Показано, что в литературе достаточно широко освещены отдельные критерии качества молоди нерки и методы повышения эффективности заводского разведения. Однако комплексных работ, включающих в себя исследование на единой методической основе дальневосточных рыбоводных заводов с разными условиями разведения, в настоящее время нет. Также крайне мало работ, посвящённых разведению нерки на камчатских ЛРЗ.

Глава 2. Материал и методика

Работа выполнена в 2007–2010 гг. на двух ЛРЗ – Малкинский и Озерки (МЛРЗ и ОЛРЗ), занимающихся воспроизводством популяции реофильной нерки бассейна р. Большая (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика условий разведения нерки на МЛРЗ (над чертой) и ОЛРЗ (под чертой) в 2007–2009 гг.

Показатели	Рыбоводный сезон, годы		
	2006–2007	2007–2008	2008–2009
Продолжительность инкубации, сут.	<u>104–105</u> 151–158	<u>104</u> 153–159	<u>101–102</u> 147–154
Выдерживание личинок			
- продолжительность, сут.	<u>40</u> 50–60	<u>36–43</u> 52–59	<u>36–45</u> 50–58
- плотность посадки, тыс. экз/м ²	<u>8,4</u> 7,7–10,4	<u>8,5</u> 14,3–18,6	<u>9,1</u> 17,2–17,3
Подращивание молоди			
- продолжительность, сут.	<u>119–121</u> 96–119	<u>119</u> 96–114	<u>113–119</u> 105–117
- плотность посадки, тыс. экз/м ²	<u>1,4–8,4</u> 7,7–10,4	<u>1,4–8,5</u> 8,4–11,0	<u>1,5–6,0</u> 10,6

На МЛРЗ инкубация начинается во второй половине августа, на ОЛРЗ немного позже – со второй половины августа по первую половину сентября. Сеголеток выпускают на МЛРЗ при массе 5–6 г в первой половине мая, что совпадает со сроками ската дикой молоди нерки, на ОЛРЗ – при массе 0,9–1,1 г в июле. Температурные условия и темп роста молоди нерки на этих заводах существенно различаются. В период инкубации и подращивания молоди температура воды на МЛРЗ варьирует в диапазоне соответственно 6,9–7,1° и 5,6–10,3°, на ОЛРЗ – 4,1–4,5° и 3,6–4,2°С. Перед выпуском с МЛРЗ молодь адаптируют к естественным условиям путём постепенного понижения температуры воды в бассейнах. На ОЛРЗ выпускают в 16–17 раз больше молоди нерки, чем с МЛРЗ. Продолжительность инкубации на МЛРЗ на 46–55 сут. меньше, а выдерживания личинок – на 5–23 сут. меньше, чем на ОЛРЗ. Ускорение развития и роста на МЛРЗ позволяет подращивать молодь нерки за один сезон до массы 5–6 г.

Объект исследования – сеголетки нерки массой от 0,16 до 7,18 г. В экспериментальных целях выделены 3 группы заводской молоди, различающиеся по массе тела: мелкие (до 1,25 г), средние (2–4 г) и крупные (более 4 г). По степени серебрения тела и развития пестряточных пятен заводская молодь в период работ состояла из пестряток (молодь, с тёмными поперечными пятнами), пресмолтов (светлые, или серебристые пестрятки) и смолтов (молодь серебристой окраски, без пятен, готовая к скату в море). Мелкие сеголетки нерки (все пестрятки) получены на ОЛРЗ, средние и крупные – на МЛРЗ. Крупные сеголетки нерки с МЛРЗ превосходили по массе тела диких

двухлеток нерки. Эксперименты на МЛРЗ проводили в мае 2008 г., в апреле - мае 2009 г. и в конце марта и мае 2010 г., на ОЛРЗ - в июле 2007 г., апреле и июле 2009 г. и апреле 2010 г. Объём экспериментального материала – 315 экз. с ОЛРЗ, 2262 экз. с МЛРЗ и 267 экз. дикой молоди.

Солёностные тесты. Готовность нерки к переходу в морскую воду оценивали с помощью трёх солёностных тестов: суточного 40‰-ного на выживаемость, суточного 30‰-ного на потерю воды и 3-суточного 30‰-ного на динамику гематологических показателей, а также по уровню активности жаберной Na^+, K^+ -АТФазы. Рыб для экспериментов отлавливали из рыбоводных бассейнов и сразу помещали в аэрируемые 10-литровые ёмкости с морской водой. Морскую воду, приготовленную из искусственной сбалансированной морской соли, выдерживали до экспериментов с аэрацией в течение 24 ч. Экспериментальные условия были идентичны заводским по температуре воды, содержанию кислорода и освещённости. Условия освещения на обоих заводах были одинаковы (длина светового дня равна естественной, прямые солнечные лучи в рыбоводные бассейны не попадали). Рыб взвешивали индивидуально с точностью до 0,01 г. Достоверность различий между выборками молоди нерки оценивали по критерию Стьюдента при уровне значимости 95%.

Солёностный 40‰-ный тест на выживаемость, предложенный Кларком и Блэкбурном (Clarke, Blackburn, 1977), является одним из наиболее лёгких методов оценки подготовленности молоди к морской миграции. Критерием готовности молоди к переходу в морскую воду (смортификации) служит выживаемость более 50% особей в течение 24 ч после перевода в морскую воду солёностью 40‰. Успешное испытание более половины молоди избыточным воздействием повышенной солёности, не встречающейся в природных условиях, означает, что вся заводская молодь готова к жизни в море. Всего поставлено 13 опытов, 261 экз. молоди.

Для измерения потерь массы тела за счёт обезвоживания организма при переводе из пресной воды в морскую выполнены эксперименты по переносу молоди нерки трёх размерных групп из пресной воды в солёную (30‰) и её выдерживанию в течение суток. Контролем служили одноразмерные рыбы, пересаженные из пресной воды в пресную. Всего поставлено 7 опытов, 280 экз.

Для оценки динамики гематологических показателей крови (осмолярность, гемоглобин, гематокрит, глюкоза) в условиях, приближенных к реальным, в которые попадает молодь нерки при переходе из эстуария в море, поставлены 3-суточные эксперименты с пересадкой сеголеток в воду солёностью 30‰ (контролем служили рыбы, пересаженные в пресную воду). У молоди массой 0,40–1,25 г определяли концентрацию глюкозы, гематокрит и осмолярность, а у молоди массой более 2 г – и концентрацию гемоглобина. Кровь брали из хвостовой артерии, для чего отрезали брит-

венным лезвием хвост у рыбы и набирали кровь поочерёдно для каждого анализа в следующей последовательности: осмолярность – глюкоза – гемоглобин – гематокрит.

Гемоглобин измеряли гемоглобинцианидным методом, для чего в пробирку с 5 мл трансформирующего раствора (набор «Диагем Т» фирмы «Ренам» и дистиллированная вода) вносили 20 мкл крови, набранной пипеткой Сали, тщательно перемешивали и выдерживали 30 мин. После преобразования гемоглобина в цианметгемоглобин содержимое переливали в оптическую кювету для фотометрирования на минигемоглобинометре «МиниГем 540». Концентрацию глюкозы в крови измеряли глюкометром One Touch SmartScan, позволяющим проводить измерения в капле крови объёмом 2,5 мкл. Гематокрит рассчитывали после центрифугирования в центрифуге СМ-70 (5 мин, 7000 об/мин) крови в капилляре по соотношению длины капилляра, занимаемого клетками красной крови, к общей длине, занимаемой всей кровью (в %). Осмолярность определяли по давлению пара гигроскопическим методом на осмометре Varro 5520. Высокая точность (1%), малый объём образца (10 мкл) и совпадение показаний для плазмы и цельной крови (95%) позволили перейти на анализ цельной крови, упростив процесс сбора проб и уменьшив предельный размер молоди для анализа до 0.5 г. Были проведены измерения осмолярности плазмы и цельной крови у 23 экз. нерки массой 3,6–7,1 г.

Измерение активности жаберной Na,K-АТФазы у молоди нерки проводили по методике (Zaugg, 1982; McCormick, 1993), адаптированной сотрудниками кафедры биохимии МГУ. Жаберный аппарат, извлечённый из рыбы, сразу замораживался в жидком азоте в пробирках Эппендорфа, хранился (несколько месяцев) в холодильнике при температуре -80°C . Для определения активности $\text{Na}^{+}, \text{K}^{+}$ -АТФазы использовали метод непрерывной спектрофотометрической регистрации с использованием сопряжённых ферментативных реакций пируваткиназы и лактатдегидрогеназы, приводящих к убыли НАДН (в количестве, эквивалентном расходу АТФ) и, соответственно, к уменьшению оптической плотности раствора при длине волны 340 нм (Gould et al., 1987). Регистрацию изменения поглощения проводили на спектрофотометре «Ultrospec 2100» при длине волны 340 нм и температуре в кюветном отделении 37°C .

Экспериментальная молодь. В 2009 г. на МЛРЗ при закладке икры был проведён эксперимент по скрещиванию мелких самок с мелкими самцами нерки и крупных самок с крупными самцами для выявления особенностей органогенеза зародышей нерки в период закладки морфобиологических характеристик у потомства от крупных и мелких особей. За основу была взята схема диаллельного скрещивания, рекомендуемая В.С. Кирпичниковым (1987). Всего было использовано 4 мелких самки и 3 мелких самца, а также 2 крупных самки и 3 крупных самца. В 2010 г. в начале апреля и начале мая перед выпуском было проведено сравнение потомства от двух экспери-

ментальных групп производителей нерки по внешнеморфологическим признакам, а также по степени готовности к переходу в морскую среду обитания. Для оценки степени смолтификации были проведены солёностные тесты (суточный 40%-ный, суточный 30%-ный на потерю массы и трёхсуточный 30%-ный). Группа молоди, полученной от мелких производителей, была названа «группа 1», а группа молоди, полученная от крупных производителей – «группа 2». Всего было изучено 1239 экз. молоди нерки.

Помимо исследований заводской молоди нерки на рыбоводных заводах, были проведены исследования *дикой молоди* в эстуарии р. Большой. Пойманную молодь помещали в бочку с водой, а затем с ней проводились эксперименты для изучения степени смолтификации (трёхсуточные 30%-ные тесты). Всего было изучено 24 экз. дикой молоди из эстуария р. Большой.

Исследование производителей. Помимо экспериментальных производителей, были изучены производители нерки, использующиеся для закладки икры на МЛРЗ и ОЛРЗ. Исследования проводились на Малкинском стане в устье р. Ключёвка (изучено 106 экз.), в рыбоходе на ОЛРЗ (изучено 332 экз.), на Ганальском стане на р. Быстрая (45 км выше по течению от устья р. Ключёвки) (изучено 52 экз.). Мы исследовали у производителей размерно-весовые и физиологические особенности, а также качество половых продуктов в зависимости от мест вылова по стандартным, общепринятым методикам (Правдин, 1969; Казаков, 1979). Возраст и происхождение рыбы определяли по структуре отолигов.

Уровень гормонов производителей. В каждой точке (стан в устье Ключёвке, рыбоход на ОЛРЗ, Ганальский стан) были взяты выборки производителей для исследования концентрации гормонов в плазме крови (тестостерона, прогестерона, эстрадиола, тироксина и трийодтиронина) при помощи специальных тестовых наборов.

Отолиты. Для оценки вклада ЛРЗ в промысел в августе 2007 были собраны отолиты производителей нерки в бассейнах рек Большая, Явинская, Опала, Большая Воровская, Озерная, а в августе 2009 г. – в бассейне р. Большая. Всего было собрано 916 проб.

Глава 3. Результаты и обсуждение

3.1. Исследование степени смолтификации заводской и дикой молоди нерки

40%-ные суточные тесты, являющиеся экстремальными для молоди (ведь солёность моря и, тем более, эстуария, куда скатится молодь, гораздо ниже), но при этом гарантирующие солеустойчивость выжившей молоди (рис. 1) показали, что крупная и средняя молодь нерки готова к переходу в морскую среду обитания – погибло менее 50% рыб в эксперименте – 0–35,4%, в отличие от мелкой молоди нерки, смертность которой варьировала от 84,9 до 100%.

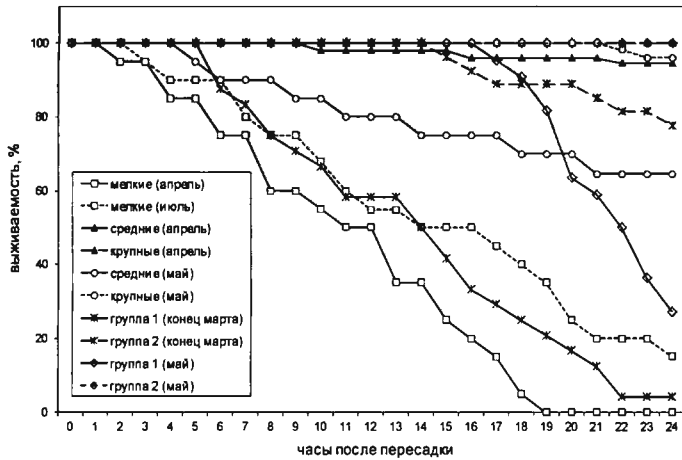


Рис. 1. Динамика выживаемости молоди нерки трёх размерных классов в экспериментах по суточному выдерживанию в воде солёностью 40‰, проведённых в апреле, мае и июле, а также нерки из двух экспериментальных групп (1 и 2) в конце марта и в мае.

При сравнении динамики выживаемости молоди по месяцам можно сделать вывод, что крупная и средняя молодь обладают более высокой солеустойчивостью в апреле, чем в мае – в апреле смертность была 0 и 5,3%, соответственно, а в мае – 3,9 и 35,4%, соответственно. Смертность средней молоди нерки из двух экспериментальных партий в конце марта (средняя масса $2,02 \pm 0,1$ и $2,72 \pm 0,09$, соответственно) значительно отличалась: так, у молоди, полученной от мелких производителей, смертность составляла 95,8%, а у молоди, полученной от крупных производителей, – 22,2%. В начале мая молодь из экспериментальной партии, полученной от мелких производителей, также не являлась смолтами – смертность в 40‰-ном тесте составила 72,7%, в то время как молодь, полученная от крупных производителей, показала высокую солеустойчивость – смертность её составила 0%. Смертность мелкой молоди нерки, выращиваемой на ОЛРЗ с холодноводным типом разведения, выше в апреле (100%), чем в июле перед выпуском (84,9%), так как масса молоди в апреле крайне низка – не более 0,44 г, по сравнению с июльским максимумом 1,25 г.

При исследовании динамики выживаемости по мере роста молоди установлено (рис. 2), что до достижения массы 0,35 г выживаемость в солёностных 40‰-ных суточных тестах составляет 0% и возрастает до 15% при увеличении массы до 1,25 г. Рыбы в этом диапазоне массы являются пестрятками. Выживаемость пресмолтов массой 2–4 г варьирует от 67 до 90%. А когда молодь достигает массы 4 г и более, она уже является смолтом, её выживаемость находится в пределах 90–100%. Отмеченные колебания выживаемости у пресмолтов, порой достигающие уровня, характерного

для смолтов, объясняются значительной разнокачественностью этой группы молоди. В ней есть как рыбы, практически достигшие стадии смолта, так и серебристые пестряки. Эта закономерность подтверждается и другими нашими экспериментами.

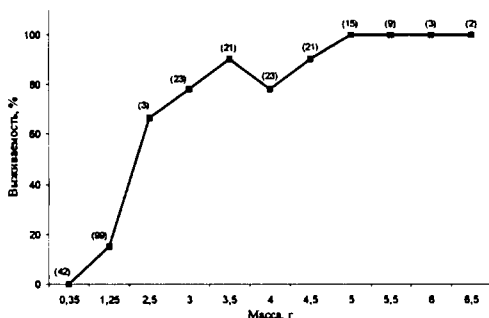


Рис. 2. Зависимость выживаемости молоди нерки в солёностных 40‰-ных суточных тестах от массы тела.

Результаты 30‰-ных и 20‰-ных трёхсуточных тестов приведены в таблице 2.

Таблица 2. Динамика осмоларности крови молоди нерки трёх размерных классов в течение трёх суток после перевода в морскую воду солёностью 30‰ (мелкие, средние, крупные) и 20‰ (мелкие) (мосм/л), а также рыб из экспериментальных партий (1 и 2).

Размерные группы	Часы после эксперимента						
	0	6	12	18	24	48	72
конец марта							
Эксп. группа 1	-	388±5	376±7	414±6	392±7	404±7	411±10
Эксп. группа 2	-	369±6	377±8	350±4	344±7	352±4	351±6
Контроль (0‰)	315±3	308±4	323±4	314±3	308±4	319±2	317±3
апрель							
Средние	-	386±7	375±5	348±3	354±5	367±7	342±2
Крупные	-	360±7	351±6	352±11	345±8	343±8	333±11
Контроль (0‰)	303±1	306±3	317±5	306±3	314±3	311±1	310±3
май							
Средние	-	358±10	372±9	359±5	363±6	382±5	377±8
Крупные	-	342±3	353±5	351±5	345±4	346±3	337±4
Эксп. группа 1	-	343±4	376±6	378±5	361±6	405±8	399±10
Эксп. группа 2	-	340±5	357±3	351±3	346±3	355±4	338±3
Дик. молодь из эстуария (мелкая)	-	-	-	-	428±8	-	413±13
Дик. молодь из эстуария (крупная)	-	-	-	-	-	-	358±10
Контроль (0‰)	303±1	306±3	317±5	306±3	314±3	311±1	310±3
июль							
Мелкие 30‰	-	515±17	551±16	615±10	521±21	526±18	525±22
Мелкие 20‰	-	-	466±14	-	435±13	406±13	354±21
Контроль (0‰)	367±16	417±11	445±13	423±24	410±12	425±11	423±12

Таблица 3. Относительные значения динамики осмолярности мелкой молоди нерки в течение трёх суток после перевода в морскую воду солёностью 30‰ (за 100% принят уровень осмолярности в начале эксперимента).

Размерные группы	Часы после эксперимента						
	0	6	12	18	24	48	72
Мелкие 30‰	-	138,8%	148,5%	165,8%	140,4%	141,8%	141,5%
Мелкие 20‰	-	-	125,6%	-	117,3%	109,4%	95,4%
Контроль (0‰)	100%	109,4%	114,8%	105,9%	108,9%	111,3%	110,2%

Судя по полученным данным, у молоди из первой экспериментальной группы в конце марта наблюдается неравномерный рост осмолярности с пиком через 18 часов после начала эксперимента (416 мосм/л), а к концу осмолярность крови достигает 412 мосм/л. У молоди из второй экспериментальной группы осмолярность достигает пика через 12 часов (377 мосм/л), а затем понижается до 361 мосм/л в конце эксперимента. В контроле также наблюдается пик осмолярности через 12 часов (323 мосм/л).

В апреле у средней и крупной молоди наблюдается сходная закономерность изменения уровня осмолярности крови: пик через 6 часов после начала эксперимента (386 и 360 мосм/л, соответственно) и постепенное снижение уровня осмолярности до конца эксперимента (342 и 333 мосм/л, соответственно). В мае у средней молоди отмечен неравномерный рост осмолярности с пиком через 48 часов (382 мосм/л) и некоторым снижением к концу эксперимента до 377 мосм/л. У крупной молоди пик осмолярности наступает через 12 часов (353 мосм/л) и далее её уровень снижается до 337 мосм/л через 72 часа после начала эксперимента. У молоди из экспериментальной группы 1, как и у средней молоди, наблюдается неравномерный рост осмолярности с возрастом до 388 мосм/л через 18 часов, снижением через сутки до 361 мосм/л и возобновлением роста до 390 мосм/л к концу эксперимента. Пик осмолярности у молоди из группы 1, как и у средней молоди, наблюдается через 48 часов и составляет 415 мосм/л. У нерки из экспериментальной группы 2, как и у крупной молоди, пик осмолярности крови наступает через 12 часов (357 мосм/л) и далее её уровень снижается до 338 мосм/л через 72 часа после начала эксперимента. Уровень осмолярности крови у мелкой молоди из эстуария р. Большой высок и приближается к значениям, наблюдаемым у молоди из экспериментальной группы 1 в конце марта. Так, осмолярность крови у мелкой дикой молоди через 24 часа достигала 428 мосм/л и снижалась до 413 мосм/л к концу эксперимента, в то время как у крупной молоди уровень осмолярности был близок к норме – 358 мосм/л.

В таблице 4 представлена статистическая обработка значений осмолярности крови молоди нерки через 72 ч. после начала эксперимента, объединённой в одну выборку и распределённой по возрастанию массы.

Таблица 4. Статистическая обработка значений осмолярности крови молоди нерки через 72 ч. после перевода в воду солёностью 30‰, разделённой на 8 диапазонов по возрастанию массы.

Диапазон массы, г	Выборка, экз.	Среднее	Ошибка среднего	Min	Max	Коеф. вариации
0,43 – 0,99	18	544	27	396	775	21,20
1,0 – 1,99	8	498	31	345	591	17,42
2,0 – 2,49	34	397	7	322	459	10,06
2,5 – 2,99	35	391	7	321	517	11,16
3,0 – 3,49	50	373	5	332	446	9,22
3,5 – 3,99	34	362	4	330	416	6,23
4,0 – 4,99	9	337	4	314	363	3,82
5,0 – 5,4	7	337	4	324	353	3,21

Мы видим, что по мере роста молоди разброс значений осмолярности в конце 30‰-ного теста падает. Отмечены два основных момента падения – при массе более 2 г (уменьшение коэффициента вариации с 17,42 до 10,06) и при массе более 4 г. Первый объясняется тем, что у мелкой молоди мало крови, и это вносит погрешность в измерение осмолярности и увеличивает разброс значений. Судя по литературным данным (Clarke, Blackburn, 1977), значения осмолярности крови мелкой молоди в контроле и, тем более, в 30‰-ном тесте, являются слишком высокими. Таким образом, в случае мелкой молоди лучше оперировать не абсолютными значениями осмолярности крови, а относительными, приняв уровень осмолярности в начале эксперимента за 100% (табл. 3). Второй момент уменьшения коэффициента вариации с 6,23 до 3,82 объясняется уже различиями между средней и крупной молодью, так как методически эти выборки не отличались (у молоди массой более 2 г крови достаточно для проведения всех тестов). Как мы видим, средняя молодь весьма разнокачественна по динамике изменения осмолярности в 30‰-ном эксперименте, о чём свидетельствуют и результаты остальных наших экспериментов.

У мелкой молоди в июле в 30‰-ных тестах наблюдался высокий уровень осмолярности – максимум через 18 часов (возрастание на 59,9% относительно контроля) и снижение до уровня на 31,3% выше относительно контроля в конце эксперимента. Только в 20‰-ных тестах в конце эксперимента осмолярность была близка к норме – на 14,8% ниже контроля, хотя в середине эксперимента она поднималась заметно выше – на 10,8% выше контроля через 12 часов после начала теста.

Известно, что после перевода в морскую воду осмолярность плазмы крови у молоди лососевых рыб резко возрастает и затем может оставаться на высоком уровне (у пестряток) или же снижаться через 12 часов (у смолтов) (Смирнов, Запорожец, 1992). Критерием готовности молоди к переходу в морскую среду обитания является восстановление уровня осмолярности плазмы крови (до пресноводного уровня или

уровня, не превышающего 340 мосм/л) в течение 24 часов после начала солёностного теста (Clarke, Blackburn, 1977).

Судя по результатам 30% трёхсуточных тестов, крупная молодь нерки в апреле и мае регулирует осмотическое давление крови, т.е. готова к покатной миграции – у молоди прекратился рост осмоляриности через сутки и отмечено её снижение к моменту окончания эксперимента (333 мосм/л в апреле и 337 мосм/л в мае) (табл. 2).

Средняя молодь нерки в апреле регулирует осмотическое давление крови, но в мае её солеустойчивость снижается – наблюдается значительный рост осмоляриности после суток экспозиции в воде солёностью 30% (363 мосм/л) и её дальнейший рост (до 377 мосм/л к моменту окончания эксперимента). Это подтверждает наши выводы о том, что на МЛРЗ у средней и крупной молоди максимальная интенсивность процессов смолтификации наблюдается не в мае, а в апреле. Судя по нашим экспериментам, крупная молодь сохраняет способность к переходу в морскую среду обитания дольше, чем средняя – она обладает высокой солеустойчивостью и в апреле, и в мае.

Мелкая молодь нерки, судя по солёностным 30%-ным тестам, не является смолтами – эксперименты показали значительный рост осмоляриности по сравнению с контролем, кроме того, наблюдалась значительная смертность – до 45% рыбы уже в первые 12 часов эксперимента. Только опыты по выдерживанию в воде солёностью 20% показали снижение осмоляриности после 24 часов и единичные случаи гибели молоди (табл. 3).

Экспериментальная молодь, полученная от мелких производителей, не является смолтами ни в конце марта, ни в мае – у молоди наблюдается повышение осмоляриности крови до 392 и 363 мосм/л через 24 ч. после начала эксперимента в конце марта и в мае соответственно и дальнейший рост до 412 и 377 мосм/л через 72 ч. в конце марта и в мае соответственно. Что касается экспериментальной молоди, полученной от крупных производителей, то она находится в процессе завершения смолтификации в конце марта и является смолтами в мае. В конце марта осмоляриность крови такой молоди через 24 часа после начала эксперимента поднялась несколько выше границы солеустойчивости – до 352 мосм/л и медленно продолжила расти – до 361 мосм/л через 72 ч. В мае же молодь, полученная от крупных производителей, практически не отличалась по осмоляриности крови от крупной молоди из обычного бассейна – 346 мосм/л через 24 ч. после начала эксперимента с дальнейшим снижением осмоляриности до 338 мосм/л через 72 ч.

На рис. 3 приведена динамика изменения концентрации гемоглобина в трёхсуточном 30%-ном эксперименте со средней и крупной молодью, а также экспериментальными группами 1 и 2 в апреле и мае. После трёхсуточной экспозиции средней и крупной молоди нерки в апреле, а также средней, крупной и экспериментальной мо-

лоди из группы 2 ($71 \pm 1,3$ г/л) в мае в воде солёностью 30‰ произошло достоверное увеличение концентрации гемоглобина крови. Изменение концентрации гемоглобина через трое суток после перевода в воду солёностью 30‰, судя по нашим данным, имеет сезонную закономерность: в конце марта концентрация гемоглобина не меняется по сравнению с контролем или даже падает, в апреле она становится достоверно выше, а в мае достигает максимума и становится достоверно выше, чем в апреле. Единственное исключение из отмеченной закономерности – концентрация гемоглобина у экспериментальной группы 1 в мае, достоверно не отличающаяся от контроля ($58 \pm 1,4$ г/л и $60 \pm 1,5$ г/л, соответственно). Это объясняется тем, что в мае у средней молоди происходит уменьшение степени смолтификации, что подтверждается другими нашими экспериментами. Возрастание концентрации гемоглобина при смолтификации отмечалось многими авторами для нескольких видов лососевых (Варнавский, Варнавская, 1984; Хованский, 2004). Гематокрит и глюкоза у рыб из эксперимента достоверно не отличались от рыб из контроля. Гематокрит варьировал в пределах 46,1–61,5%, а глюкоза – в пределах 2,2–6,3 ммоль/л, что соответствует данным других авторов (Хованский, Хованская, 1994). Уровень глюкозы у экспериментальной молоди варьировал от 2,2 до 3,8 ммоль/л, а гематокрит – от 49,8 до 58,5%.

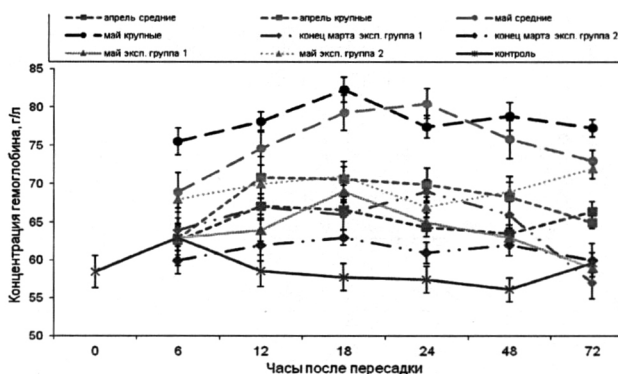


Рис. 3. Динамика концентрации гемоглобина в крови молоди нерки двух весовых классов (средние, крупные) в течение трёх суток после перевода в морскую воду солёностью 30‰ в апреле и мае.

Еще одним из методов оценки степени развития смолтификационных процессов может являться измерение массы тела рыб до и после пересадки их в морскую воду. У пестряток и пресмолтов наблюдается более медленная перестройка типа осморегуляции с гипер- на гипоосмотический, чем у смолтов. У пестряток этот процесс может вообще не произойти (Blackburn, Clarke, 1987). Отмечена хорошая корреляция между процентом потери массы и концентрацией натрия в плазме крови через 24 часа после перевода в морскую воду.

Суточные эксперименты на потерю массы в воде солёностью 30‰ (табл. 5) подтверждают готовность средней и крупной молоди нерки к переходу в морскую среду обитания – потери массы у крупной молоди нерки составляют 5,18 и 5,14% в апреле и мае соответственно, а у средней – 7,36 и 6,94% соответственно, что входит в пределы, характерные для смолтов (не более 10–12%). Эксперимент по изучению потери массы у мелкой молоди в июле показал, что она не является смолтами – потери массы составили 15,63%. Молодь нерки из экспериментальных групп 1 и 2, судя по этому тесту, является смолтами – потери массы у молоди из группы 2 составляют 2,53% и 0,53% в конце марта и мае, соответственно, а у молоди из группы 1 – 9,1% и 6,71%, соответственно, что входит в пределы нормы.

Таблица 5. Уровень активности Na^+, K^+ -АТФазы (мкмоль Рн/мг белка/час) и Mg^{2+} -АТФазы (мкмоль Рн/мг белка/час), а также результаты суточных экспериментов на потерю массы в воде солёностью 30‰ для трёх весовых классов молоди нерки, выращенной на МЛРЗ и ОЛРЗ. Размер выборки – 20 экз.

Выборка	Год, месяц	Масса рыбы, г			Потеря массы тела за сутки, %	Активность Na^+, K^+ -АТФазы, мкмоль Рн/мг белка/час	Активность Mg^{2+} -АТФазы, мкмоль Рн/мг белка/час
		Среднее	Мин.	Макс.			
Крупные	2008 г. май	4,93	4,02	7,18	5,14	-	-
	2009 г. апрель	4,40	4,03	5,41	5,18	4,87±0,47	1,89±0,15
	2009 г. май	4,57	4,00	6,69	4,72	3,74±0,39	1,90±0,09
Средние	2008 г. май	3,24	2,27	3,99	6,94	-	-
	2009 г. апрель	3,26	2,08	3,99	7,36	2,97±0,19	1,54±0,08
	2009 г. май	3,37	2,49	3,99	8,41	3,19±0,18	1,90±0,11
Мелкие	2007 г. июль	0,69	0,4	0,96	-	-	-
	2009 г. апрель	0,28	0,16	0,44	-	1,32±0,11	2,63±0,25
	2009 г. июль	0,84	0,17	1,25	15,63	0,89±0,06	1,17±0,06
Эксп. группа 1	2010 г. конец марта	2,27	0,51	3,54	9,1	-	-
	2010 г. май	3,25	1,09	5,23	6,71	-	-
Эксп. группа 2	2010 г. конец марта	2,80	0,7	4,56	2,52	-	-
	2010 г. май	4,65	3,0	6,98	0,53	-	-

При переводе смолтов лососевых рыб в воду с повышенной солёностью происходит постепенная функциональная перестройка в жаберном эпителии (увеличение числа хлоридсекретирующих клеток, концентрации ионов Na^+ в крови, активности жаберной Na^+, K^+ -АТФазы), обеспечивающая вывод избытка солей из организма, после чего концентрация ионов Na^+ начинает падать (Ban, Yamauchi, 1991; Staurnes et al., 1994; Ewing, Rodgers, 1998; Pirhonen, Forsman, 1998). Судя по анализу активности Na^+, K^+ -АТФазы жабр нерки, взятой из рыбоводного бассейна с пресной водой (табл. 5, 6; рис. 4), уровень активности Na^+, K^+ -АТФазы у крупной нерки достоверно выше, чем у мелкой. Это подтверждает результаты предыдущих экспериментов и означает,

что крупная молодь с МЛРЗ является смолтами, в отличие от мелкой. Средняя молодь занимает промежуточное положение между предыдущими двумя выборками по активности Na^+, K^+ -АТФазы.

Таблица 6. Результаты попарного сравнения активности Na^+, K^+ -АТФазы выборок молоди нерки с помощью критерия Стьюдента (уровень значимости 95%).

	Мелкие апрель	Средние апрель	Крупные апрель	Средние май	Крупные май	Мелкие июль
Мелкие апрель	-	3,44	8,68	4,67	5,18	4,25
Средние апрель	3,44	-	5,14	1,76	2,00	11,14
Крупные апрель	8,68	5,14	-	3,73	2,45	14,04
Средние май	4,67	1,76	3,73	-	0,90	14,95
Крупные май	5,18	2,00	2,45	0,90	-	8,72
Мелкие июль	4,25	11,14	14,04	14,95	8,72	-

* жирным шрифтом отмечены достоверные различия

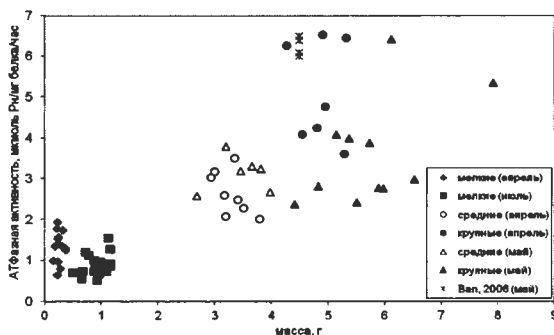


Рис. 4. Активность жаберной Na^+, K^+ -АТФазы у мелкой, средней и крупной молоди нерки в апреле, мае и июле 2009 г. на ОЛРЗ и МЛРЗ, а также у молоди нерки массой более 6,5 г по данным литературы (Ban, 2006).

Одни авторы делают выводы об увеличении активности Na^+, K^+ -АТФазы в процессе смолтификации с 5 до 16 мкмоль Рн/мг белка/ч (Zaugg, 1987; Ban, Yamauchi, 1991; Ban, 2006), с 4 до 18 мкмоль Рн/мг белка/ч (Ban et al., 1999), с 5,2 до 9,7 мкмоль Рн/мг белка/ч (Zydlowski et al., 2010) другие – с 10 до 35 мкмоль Рн/мг белка/ч (Zaugg, 1987). Таким образом, можно сделать вывод, что важны не абсолютные значения активности Na^+, K^+ -АТФазы, а кратность её увеличения в период с начала до окончания процессов смолтификации. Судя по нашим данным, у мелкой молоди нерки активность Na^+, K^+ -АТФазы в 1,8–5,4 раза ниже, чем у крупной молоди. Динамика уровня активности Na^+, K^+ -АТФазы у мелкой нерки с апреля по июль совпадает с данными по сезонной динамике этого фермента, указанными у ряда авторов (Zaugg, McLain, 1970; Dickhoff et al., 1985). У акселерированных крупных сеголеток нерки, выращиваемых на МЛРЗ, пик активности Na^+, K^+ -АТФазы наблюдается не в мае, как указы-

вали ранее другие авторы (Dickhoff et al., 1985; Ban et al., 1999), июне (Baggerman, 1960; McInerney, 1964) или августе (Ban, Yamauchi, 1991), а в апреле, что соответствует результатам других наших экспериментов.

Судя по нашим данным (табл. 5), уровень активности Mg^{2+} -АТФазы не коррелирует с процессами смолтификации и, следовательно, не может быть использован в качестве критерия.

Данные исследования *мелких и крупных производителей нерки, использованных в эксперименте 2009 года*, представлены в таблицах 7, 8.

Таблица 7. Внешнеморфологические характеристики и характеристики половых продуктов самцов из эксперимента.

	Длина по Смитту, см	Масса, кг	Возраст	Общее время движения сперматозоидов, сек.
Мелкие самцы	57,0±2,2	2,07±0,19	0.2	12,46±1,85
Крупные самцы	65,9±1,8	3,41±0,24	0.3	17,59±0,95

Таблица 8. Внешнеморфологические характеристики и характеристики половых продуктов самок из эксперимента.

	Длина по Смитту, см	Масса, кг	Возраст	Диаметр икринки, мм	Масса икринки, мг
Мелкие самки	51,7±0,5	1,82±0,03	0.2	11,1±0,07	96,8±2
Крупные самки	62,7±0,6	2,80±0,06	0.3	12,8±0,8	122,5±0,9

Мы видим, что у крупных самцов нерки общее время движения сперматозоидов достоверно выше, чем у мелких, а у крупных самок – более крупная икра, чем у мелких. Это говорит о более высоком качестве половых продуктов крупных производителей. С увеличением массы тела скорость роста у молоди из группы 2 уменьшалась, максимальная скорость роста отмечена в начале подращивания в период с 20.01. до 10.02. и составила 4,99 %/дн., минимальная – 1,11 %/дн (табл. 9).

Таблица 9. Рост молоди нерки из крупной и мелкой экспериментальной партии и температура воды на МЛРЗ в 2010 году.

		11.01.	20.01.	10.02.	20.02.	28.02.	10.03.	31.03.	10.04.	20.04.	30.04.
Группа 1	Масса, г	0,172	0,19	0,487	0,815	1,14	1,71	2,74	2,81	3,07	3,97
	G _н , %/дн.		1	4,28	4,68	3,73	3,69	2,14	0,23	0,81	2,34
Группа 2	Масса, г	0,197	0,214	0,641	0,888	1,23	1,8	3	3,68	4,31	4,87
	G _н , %/дн.		0,83	4,99	2,96	3,62	3,46	2,32	1,86	1,44	1,11
t, °C		8,0	8,7	9,0	9,0	9,0	8,0	7,0	7,0	5,6	5,0

У молоди из группы 1 скорость роста меняется по той же закономерности до апреля (её максимум – 4,68 %/дн.), а с начала апреля вновь повышается и достигает 2,34 %/дн. к концу периода подращивания. Судя по динамике массы тела у *молоди нерки из групп 1 и 2*, молодь, полученная от крупных производителей, растёт быстрее и её масса к концу выращивания достоверно больше, чем у молоди, полученной от

мелких производителей. Эта закономерность подтверждается литературными данными (Donaldson, 1970; Ricker, 1980; Виленская, 2002).

Судя по проведённым неводным съёмкам, скат *дикой молоди нерки* начался только в третьей декаде мая. Исследовав пойманную в третьей неводной съёмке молодь, мы обнаружили, что мелкая молодь (сеголетки) массой 0,31–0,68 г не регулирует осмотическое давление и не является смолтами – её осмолярность крови через 72 часа после начала 30%-ного теста хоть и немного понизилась относительно уровня через 24 часа после начала опыта (461 ± 33 мосм/л), но всё же осталась слишком высокой – 437 ± 26 мосм/л. Крупная молодь массой 2,99–5,72 г является смолтами – осмолярность её крови через 72 ч. после начала опыта была 358 ± 22 мосм/л, что лишь немного превышает норму. Возможно, это было вызвано сильным истощением организма – вся исследованная крупная молодь имела 0 баллов по шкале жирности (Прозоровская, 1952), что должно быть связано с бедной кормовой базой для двухтрёхлетков нерки в низовьях р. Большой перед паводком.

Сравнительный анализ разных методов оценки степени смолтификации молоди показал, что все методы дают идентичные результаты по выделению смолтов как группу рыб с массой тела более 4 г. На МЛРЗ в I декаде мая, т.е. перед выпуском, доля такой молоди составляет 20,7%. Пестрятки, масса которых менее 1,25 г, также хорошо выделяются всеми применёнными методами. Что касается пресмолтов, то одни методы указывают на диапазон их массы 2–3 г (тест на потерю воды), другие – 2–4 г (тесты на выживаемость и на динамику осмолярности), а третьи – не могут достоверно отличить их от смолтов (активность Na^+ , K^+ -АТФазы жабр). Запорожец и Запорожец (2004) также отмечают, что при массе 2–4 г молодь нерки не является полноценным смолтом; Кляшторин с соавторами (1990) в качестве порогового размера смолта принимают массу молоди 4 г. Таким образом, отдельные методики, отражающие различные аспекты смолтификации, не являются взаимозаменяемыми и дополняют друг друга.

Представляет интерес факт более короткого окна смолтификации (периода наибольшей солеустойчивости) у пресмолтов по сравнению со смолтами. Причиной может служить рассогласованность фотопериода и внутренних смолтификационных изменений у акселерированной молоди нерки, вызывающих более раннее начало смолтификации при достижении массы 2–4 г. Если молодь ко времени предполагаемого ската (начало мая) не набирает пороговой массы смолта (4 г), процессы смолтификации замедляются, что видно по сезонной динамике таких показателей, как выживаемость, осмолярность и активность Na^+ , K^+ -АТФазы. Однако с началом покатной миграции эти процессы могут возобновиться, так как миграционная активность служит одним из стимулов для смолтификации (Hart et al., 1981, Folmar et al., 1982, Dickhoff

et al., 1985). А, нагулявшись в эстуарии (в условиях которого пресмолты смогут выжить, судя по нашим заведомо более жёстким экспериментам), средняя молодь доберёт недостающую массу и сможет скатиться в море в тот же год, в то время как мелкая молодь, являющаяся пестрятками, не успеет за один сезон набрать необходимую массу (судя по данным о массе диких сеголетков и годовиков, приведённым в табл. 19) и будет вынуждена оставаться в реке как минимум на год. Это приведёт как к дополнительной элиминации плохо подготовленной к естественным условиям мелкой молодежи (и, следовательно, уменьшит возврат заводских производителей к ОЛРЗ), так и к обострению конкуренции с дикой молодью (Шевцова, Богданов, 1983; Казаков, 1990; Запорожец, Запорожец, 1994; Berejikian, 1995; Johnsson et al., 2001; Хованский, 2004; Kostow, 2004).

3.2. Изучение возрастного состава и происхождения производителей нерки из рек Западной Камчатки

На рисунке 5 приведены результаты исследования *вклада камчатских ЛРЗ в промысел нерки на западном побережье Камчатки в 2007 г.*

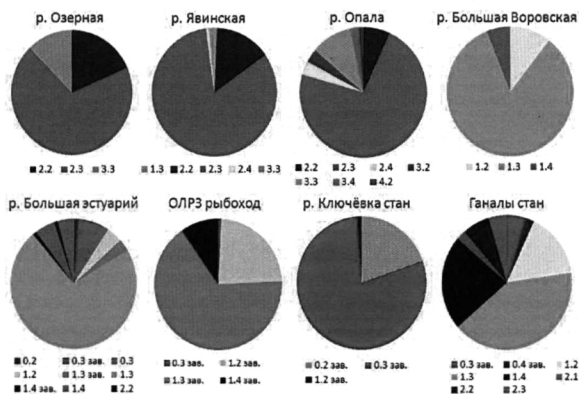


Рис. 5. Вклад ОЛРЗ и МЛРЗ в промысел и соотношение возрастных групп производителей нерки, пойманных в реках Западной Камчатки в 2007 г.

Судя по полученным данным, в 2007 г. в реках Озерная, Явинская и Опала преобладали производители нерки возраста 2.3 (69,4–82,9% улова). В р. Большой Воровской основную часть улова (83,3%) составляла нерка возраста 1.3. В уловах из всех этих рек нерка заводского происхождения не встречалась. В эстуарной зоне р. Большая также преобладала возрастная группа нерки 1.3 (72,4%). При этом в р. Большая были отмечены производители нерки заводского происхождения: 7,2% – с МЛРЗ (возраст 0.3) и 4,1% – с ОЛРЗ (возраст 1.3 (3,1%) и 1.4 (1%)). При движении вверх по течению р. Большой и, соответственно, при приближении к заводам соотношение

возрастных групп в улове и процент рыбы заводского происхождения менялись (табл. 10). Так, в р. Быстрая в районе Ганальского стана в 2009 г. нерка возрастной группы 1.3 хоть и преобладала, но её было всё же относительно меньше, чем в эстуарной зоне – 40,9% по сравнению с 72,4% в эстуарии. В районе Ганал было поймано 6,8% нерки заводского происхождения (МЛРЗ). Что касается основных станов по закладке икры, то там встречалась исключительно рыба заводского происхождения родом с соответствующих заводов (в рыбоходе ОЛРЗ – с ОЛРЗ, в устье р. Ключёвки – с МЛРЗ). Так, в рыбоходе на ОЛРЗ были пойманы производители возрастных групп 1.2 (23,5%), 1.3 (66%) и 1.4 (9,7%), единично попадались рыбы возраста 0.3 (0,8%). На стане в устье р. Ключёвки преобладала возрастная группа 0.3 (79,2%), на втором месте по численности была группа 0.2 (19,6%), единично попадались рыбы из возрастной группы 1.2 (1,2%)

3.3. Сравнение качества производителей нерки со станов на р. Большой

Данные по производителям нерки, использовавшимся для закладки на МЛРЗ и ОЛРЗ в 2009 г., приведены в таблице 10.

Таблица 10. Внешнеморфологические характеристики различных возрастных групп производителей нерки, пойманных в 2009 г. для закладки на МЛРЗ и ОЛРЗ.

Место вылова	Пол	Длина, см	Масса, кг	Возраст	Происхождение	Соотношение в улове, %	Метка	Год выпуска
Рыбоход на ОЛРЗ	♀	61,3±1,3	2,29±0,350	0.3	ОЛРЗ	0,8	III II II	2006
	♀	60,6±0,7	2,47±0,061	1.2	ОЛРЗ	12,1	III II II	2006
	♂	66,5±0,8	3,16±0,119		ОЛРЗ	11,4	III II II	2006
	♀	61,6±0,4	2,52±0,031	1.3	ОЛРЗ	33,2	III IIII	2005
	♂	68,9±0,4	3,37±0,059		ОЛРЗ	32,8	III IIII	2005
	♀	61,4±1,2	2,61±0,089	1.4	ОЛРЗ	3,2	III I III	2004
	♂	69,3±0,8	3,52±0,132		ОЛРЗ	6,5	III I III	2004
Стан в устье р. Ключёвки	♀	55,2±3,5	2,1±0,262	0.2	МЛРЗ	3,7	III II	2007
	♂	59,6±0,8	2,47±0,097		МЛРЗ	15,9	III II	2007
	♀	59,4±0,5	2,51±0,049	0.3	МЛРЗ	40,2	III IIII	2006
	♂	66,9±0,5	3,5±0,1		МЛРЗ	39,0	III IIII	2006
	♀	62,4	2,94	1.2	МЛРЗ	1,2	III IIII	2006
	♂	67,6±2,7	3,31±0,710	0.3	МЛРЗ	4,5	III IIII	2006
Стан на Ганалах	♀	62,4	2,33	0.4	МЛРЗ	2,3	III I	2005
	♀	53,4±1,2	1,98±0,101	1.2	дик.	9,1	-	-
	♂	57,2±2,2	2,27±0,242		дик.	6,8	-	-
	♀	56,9±1,1	2,38±0,084	1.3	дик.	22,7	-	-
	♂	64,9±1,5	3,22±0,213		дик.	18,2	-	-
	♀	63,5±1,9	2,98±0,246	1.4	дик.	13,7	-	-
	♂	65,9±0,6	3,57±0,271		дик.	9,1	-	-
	♀	62,5	2,81	2.1	дик.	2,3	-	-
	♂	67,8±1,5	3,87±0,136	2.2	дик.	6,8	-	-
	♀	58,7±1,5	2,47±0,125	2.3	дик.	4,5	-	-

В таблицах 11 и 12 приведены данные по *пластическим и меристическим признакам производителей нерки*, пойманных в 2009 г. для закладки на заводы на ОЛРЗ, на стане в устье р. Ключёвки и на Ганальском стане на р. Быстрая.

Таблица 11. Значения критерия Стьюдента при попарном сравнении пластических признаков производителей нерки, пойманных в 2009 г. для закладки на заводы на ОЛРЗ, на стане в устье р. Ключёвки и на Ганалах (уровень значимости 95%).

При- знак	ОЛРЗ самки (1)	Ключёвка самки (2)	Ганалы самки (3)	ОЛРЗ самцы (4)	Ключёвка самцы (5)	Ганалы самцы (6)	t sl (1-2)	t sl (1-3)	t sl (2-3)	t sl (4-5)	t sl (4-6)	t sl (5-6)
c	23,11	23,25	23,37	29,79	29,68	28,50	0,44	0,46	0,17	0,15	3,26	1,80
ao	33,93	34,37	32,55	44,74	44,22	42,26	0,57	1,86	2,06	0,63	3,52	2,78
o	15,14	13,84	13,82	11,83	10,94	11,24	2,10	2,71	0,02	1,09	0,75	0,57
op	51,07	49,74	51,74	42,79	42,45	43,30	2,10	0,69	1,93	0,28	0,41	1,07
io	34,47	34,87	34,62	30,23	30,61	31,51	0,59	0,21	0,38	0,40	1,41	1,77
hcz	63,22	59,77	60,85	52,64	51,54	53,28	4,59	2,78	1,15	1,02	0,70	1,77
lm	56,74	57,67	56,32	65,05	65,24	64,62	1,03	0,48	1,61	0,19	0,62	0,71
lmx	37,45	37,03	37,34	37,07	37,71	38,20	0,58	0,14	0,47	0,58	1,68	0,56
hm	34,93	30,96	29,25	28,19	29,11	28,88	3,07	4,22	1,96	1,41	0,95	0,29
lmd	64,64	64,35	63,98	69,53	68,90	68,57	0,38	0,87	0,37	0,70	1,07	0,66
H	22,00	21,64	20,62	26,82	25,16	25,18	0,88	2,23	1,37	2,48	2,24	0,03
h	7,07	6,79	7,05	7,25	6,88	7,02	1,79	0,06	0,91	1,95	1,37	1,06
шир.тела	9,31	9,04	8,66	8,12	8,36	8,28	1,41	1,81	0,99	0,92	0,70	0,45
pl	15,66	16,07	16,43	14,54	15,26	15,43	1,17	1,50	0,59	1,95	3,00	0,53
ID	9,80	9,80	10,21	10,26	10,67	9,93	0,04	1,23	1,19	1,36	1,24	2,70
hD	11,42	11,51	12,14	12,03	11,59	11,79	0,35	2,36	1,51	1,06	0,50	0,44
IA	11,74	11,68	12,53	11,15	11,35	11,02	0,48	2,32	2,37	0,87	0,69	1,46
hA	9,31	8,97	9,36	9,01	8,53	8,68	1,87	0,17	1,24	1,82	1,27	0,77
IP	13,22	13,44	13,70	13,34	13,56	13,52	0,85	1,01	0,48	0,78	0,55	0,13
IV	10,60	10,84	11,07	10,55	10,73	10,49	1,12	1,45	0,57	0,62	0,23	0,76
aD	44,85	45,77	46,92	48,69	49,49	48,87	2,67	1,69	0,82	0,86	0,33	0,72
pD	40,01	39,40	40,33	36,42	36,58	38,10	1,09	0,44	0,96	0,20	3,53	2,13
aV	50,47	50,98	51,17	53,82	56,42	54,38	1,02	0,60	0,13	1,35	0,33	2,15
aA	68,17	68,68	70,12	71,67	72,03	70,98	0,85	1,34	0,90	0,27	1,05	0,89
P-V	27,83	27,61	27,67	26,51	26,61	26,74	0,58	0,23	0,08	0,17	0,44	0,21
V-A	19,01	19,22	20,27	17,24	16,93	17,77	0,66	2,15	1,75	0,58	1,15	1,92

* жирным шрифтом отмечены достоверные различия

Таблица 12. Значения критерия Стьюдента при попарном сравнении меристических признаков производителей нерки, пойманных в 2009 г. для закладки на заводы на ОЛРЗ, на стане в устье р. Ключёвки и на Ганалах (уровень значимости 95%).

При- знак	ОЛРЗ самки (1)	Ключёвка самки (2)	Ганалы самки (3)	ОЛРЗ самцы (4)	Ключёвка самцы (5)	Ганалы самцы (6)	t sl (1-2)	t sl (1-3)	t sl (2-3)	t sl (4-5)	t sl (4-6)	t sl (5-6)
D	10,77	10,80	11,14	11,00	11,08	11,08	0,17	1,90	1,72	0,29	0,32	0,03
A	14,23	14,30	14,43	14,20	14,67	13,85	0,30	0,57	0,36	1,95	1,15	3,05
P	13,54	14,00	14,43	13,70	14,17	13,69	1,87	3,06	1,75	2,03	0,04	2,24
V	8,92	9,10	8,86	9,10	9,17	8,77	1,43	0,45	1,44	0,43	2,01	2,39
r.b.l.	13,38	13,10	13,86	13,60	13,42	13,54	1,27	1,36	2,48	0,63	0,22	0,46
r.b.g.	12,08	12,30	12,43	12,30	12,58	11,92	1,08	1,48	0,52	0,68	1,00	1,99
жаб.тыч.	34,08	33,50	33,86	35,00	33,42	34,85	0,89	0,35	0,58	2,05	0,25	1,93

* жирным шрифтом отмечены достоверные различия

Судя по полученным данным, больше всего различаются между собой как самки, так и самцы нерки с ОЛРЗ и Ганальского стана (достоверные различия по 7 и 5 признакам, соответственно). Наиболее различающийся признак – максимальная вы-

сота тела. Наибольшее количество достоверных различий – по 3 меристическим признакам – отмечено между самцами с Ключёвского и Ганальского станов.

На рис. 6 графического отображения результатов дискриминантного анализа выборок самцов и самок нерки, пойманных на ОЛРЗ, Ключёвском и Ганальском станах по совокупности пластических признаков видно, что внутри групп, соответствующих выборкам участков, наблюдается значительная дисперсия. В результате, отсутствуют чёткие границы между эллипсами, отмечается выраженное в разной степени взаимное перекрывание. Степень трансгрессии факторных областей выборок самцов из всех трёх участков значительна. Ближе всего друг к другу оказались выборки самцов с ОЛРЗ и Ключёвки. Это можно объяснить тем, что на Ключёвском стане происходит закладка икры на оба завода – МЛРЗ и ОЛРЗ. Несколько дальше оказались друг от друга выборки самцов с ОЛРЗ и Ганальского стана. Они достоверно отличались по 5 пластическим признакам (табл. 11). Степень трансгрессии факторных областей выборок самок – значительно меньше, менее всего перекрываются области, также соответствующие выборкам самок с ОЛРЗ и Ганальского стана, эти выборки достоверно различались по 7 признакам.

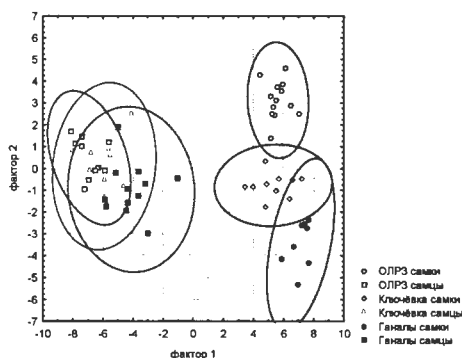


Рис. 6. Фенетические отношения выборок производителей нерки, пойманных на ОЛРЗ, Ключёвском и Ганальском станах по совокупности пластических признаков.

В таблице 13 приведены характеристики половых продуктов производителей нерки, которых использовали для закладки на заводы.

Таблица 13. Характеристики половых продуктов производителей нерки, пойманных пойманных в 2009 г. для закладки на заводы на ОЛРЗ, на стане в устье р. Ключёвки и на Ганалах (уровень значимости 95%).

Признак	Рыбоход на ОЛРЗ (1)	Стан в устье р. Ключёвки (2)	Стан на Ганалах (3)	t st. (1-2)	t st. (1-3)	t st. (2-3)
Масса икринки, мг	119,5±3,1	116,3±2,0	107,0±1,4	0,86	3,61	2,96
Общее время движения сперматозоидов, сек.	15,97±1,35	15,70±0,89	10,00±2,86	0,88	2,51	2,48

* жирным шрифтом отмечены достоверные различия

Данные по уровню гормонов в крови у производителей нерки, использующихся для закладки икры на заводы, полученные в 2009 г, приведены в таблице 14.

Таблица 14. Значения критерия Стьюдента при попарном сравнении концентрации гормонов производителей нерки, пойманных в 2009 г. для закладки на заводы на ОЛРЗ, на стане в устье р. Ключёвки и на Ганалах (уровень значимости 95%).

ОЛРЗ (1)	Ключёвка (2)	Ганалы (3)	t st. (1-2)	t st. (1-3)	t st. (2-3)
Тироксин (Т4) (мкг/дл)					
0,50±0,10	0,43±0,09	0,18±0,04	0,51	2,27	1,84
Прогестерон (Pr) (нг/мл)					
1,98±0,12	1,60±0,13	1,23±0,13	2,20	4,31	1,99
Тестостерон (Те) (нг/мл) (самки)					
201,04±16,92	200,00±18,73	157,29±23,99	0,04	1,49	1,43
Тестостерон (Те) (нг/мл) (самцы)					
92,42±6,32	115,44±25,22	70,82±5,2	0,77	2,61	2,06
Эстрадиол (Е2) (пг/мл) (самки)					
21,43±2,20	15,74±2,16	21,66±2,11	1,85	0,08	1,96
Эстрадиол (Е2) (пг/мл) (самцы)					
4,32±0,48	2,71±0,23	2,70±0,57	2,76	1,90	0,02

* жирным шрифтом отмечены достоверные различия

Судя по полученным результатам, можно отметить неоднородность производителей нерки с разных станов по концентрации гормонов в крови. Наибольшие различия отмечены в концентрации прогестерона и тестостерона. Что касается участков, то наибольшие различия в концентрации гормонов (достоверные различия по концентрации тироксина, прогестерона и тестостерона в пользу нерки с ОЛРЗ) отмечены у производителей с Ганальского стана и рыбхода на ОЛРЗ. Видимо, это связано с тем, что данные станы находятся на разных притоках р. Большой с максимальными различиями в расстоянии от устья и, соответственно, производители находятся на разной стадии созревания, что подтверждается сравнением состояния их половых продуктов – наблюдаются достоверные отличия в размерах икринок и подвижности сперматозоидов в пользу нерки из рыбхода на ОЛРЗ (табл. 13), а также подтверждается достоверными различиями по пластическим признакам (табл. 11, рис. 6). Данная закономерность отмечается и другими исследователями (Kagawa et al., 1983; Ueda et al., 1984; Fitzpatrick et al., 1986; McBride et al., 1986; Баранникова и др., 1989). Высокий уровень тестостерона у самок (табл. 14) объясняется тем, что концентрация этого гормона, являющегося предшественником эстрадиола и влияющего вместе с эстрадиолом на развитие и созревание ооцитов (Kagawa et al., 1983), а также на метаморфозы тела в связи с подготовкой к нересту и на брачное поведение, повышается в ходе нерестовой миграции (Shmidt, Idler, 1962).

ВЫВОДЫ

1. Толерантность сеголеток нерки к морской воде в весенне-летний период закономерно повышается по мере увеличения массы тела. При 24-часовом выдержива-

нии в морской воде солёностью 40‰ наблюдается 100%-ная гибель нерки массой 0,2–0,3 г. При средней массе 1 г выживаемость увеличивается до 15%. В диапазоне массы тела 1–4 г на каждый грамм прироста выживаемость молоди увеличивается в среднем на 27%. Первые особи с признаками начавшейся смолтификации появляются при массе около 2 г.

2. Для популяции реофильной нерки бассейна р. Большая в условиях рыбоводных заводов пороговый размер смолта, подращиваемого за сезон при повышенных значениях температуры, составляет около 4 г (7,4 см). Молодь нерки массой от 2 до 4 г является пресмолтом, менее 1,25 г – пестряткой.

3. Процесс смолтификации у сеголеток нерки развивается сезонно: первые смолты появляются во II декаде апреля, в массе – в конце апреля, а с начала мая наблюдается уменьшение доли смолтов среди молоди массой 2–4 г. Стадия смолта непродолжительна, при этом окно смолтификации расширяется по мере роста молоди: при массе 2–4 г – 20 сут. (со II декады апреля по начало мая), свыше 4 г – более 30 сут. (со II декады апреля).

4. Масса молоди и процесс десмолтификации – два фактора, баланс между которыми важен при определении оптимальных сроков выпуска заводских смолтов нерки. Подращивание на заводе сопровождается, с одной стороны, ростом числа полноценных смолтов, с другой – начинающимся процессом десмолтификации при удлинении периода подращивания молоди.

5. Сравнительный анализ методик оценки степени смолтификации молоди лососей, их возможностей и ограничений показал, что они не являются взаимозаменяемыми и дополняют друг друга. С практической точки зрения оптимальным является базовый экспресс-анализ – трёхсуточный тест на динамику осмолярности крови после перевода из пресной в морскую воду, обладающий большей точностью в разделении смолтов, пресмолтов и пестряток по сравнению с солёностным 40‰-ным суточным тестом на выживаемость и 30‰-ным суточным тестом на потерю воды, а также отличающийся оперативностью по сравнению с тестом на активность жаберной Na^+ , K^+ -АТФазы.

6. Молодь, полученная от крупных производителей нерки, обладающих более качественными половыми продуктами, характеризуется достоверно большей массой к моменту выпуска с завода и является смолтами, по сравнению с молодью, полученной от мелких производителей, остающейся пресмолтами.

7. В 2007 г. реках Озерная, Явинская и Опала преобладали производители нерки возраста 2.3 (69,4–82,9% улова). В р. Большой Воровской основную часть улова (83,3%) составляла нерка возраста 1.3. В уловах из всех этих рек нерка заводского происхождения не встречалась. В эстуарии р. Большой преобладала возрастная груп-

па нерки 1.3 (72,4%). При этом в р. Большая были отмечены производители нерки заводского происхождения: 7,2% - с МЛРЗ (возраст 0.3) и 4,1% - с ОЛРЗ (возраст 1.3 (3,1%) и 1.4 (1%).

8. У производителей с трёх станов на р. Большой была отмечена неоднородность по концентрации гормонов в крови, внешнеморфологическим характеристикам и качеству половых продуктов, что связано с различной степенью зрелости рыб, вызванной разным расстоянием станов от устья реки.

Практические рекомендации для ЛРЗ

1. Нужно корректировать биотехнику разведения нерки так, чтобы добиться средней массы молоди более 4 г к моменту выпуска.

2. Необходимо приурочить сроки выпуска к оптимальному для миграции и питания молоди периоду после таяния льда и перед паводком. В условиях камчатских рек этим требованиям соответствует первая половина мая.

3. При подращивании на заводе необходимо проводить контроль степени смолтификации, чтобы, в случае нарушения её развития, вовремя скорректировать биотехнику разведения.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Манухов А.И. 2010. Оценка степени смолтификации молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*), выращиваемой на Камчатских ЛРЗ с тепловодным и холодноводным типом разведения // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб: тезисы докладов международной научно-практической конференции. Санкт-Петербург, 20-22 апреля 2010 г. СПб. С. 109-111.
2. Манухов А.И. 2010. Оценка качества молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*), выращиваемой на заводах Камчатки с тепловодным и холодноводными типами разведения // VIII Международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных: тезисы докладов. Светлогорск (Калининградская обл.), 19-23 апреля 2010 г. Калининград: изд-во АтлантНИРО. С. 63-65.
3. Манухов А.И. 2010. Оценка качества молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*), полученной от производителей двух размерных классов // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. № 4 (45). С. 69-73.
4. Манухов А.И. 2011. Оценка степени смолтификации заводской молоди нерки при разных температурах подращивания // II научно-практическая конференция молодых учёных «Современные проблемы и перспективы изучения мирового океана», 17-18 ноября 2011 г. М.: ВНИРО.
5. Манухов А.И., Леман В.Н., Басевич Е.В. 2012. Сезонная динамика степени выраженности смолтификационных изменений и её зависимость от размера тела у заводской молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) из бассейна реки Большая (Западная Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 50-61.

Подписано в печать 16.04.2012

Объем 1,5 п.л.

Тираж 100 экз.

Заказ № 361

ФГУП «ВНИРО»

107140, Москва, В. Красносельская, 17

10 ~